ALIMENTATION DES SMOLTS DE SAUMON ATLANTIQUE (*SALMO SALAR* L.) LORS DE LEUR DEVALAISON SUR LA RIVIERE ELLÉ

par

Jean-Luc BAGLINIERE (1)

RESUME. – Des contenus stomacaux prélevés sur les smolts de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) durant leur dévalaison printanière sur la rivière Ellé de 1971 à 1973 sont analysés. Le régime alimentaire est constitué principalement d'invertébrés d'origine endogène appartenant à trois ordres ; le juvénile migrant se nourrit beaucoup aux dépens des larves et d'adultes de Trichoptères et de Diptères et consomme moins de larves d'Ephéméroptères. Les variations du régime alimentaire sont reliées plus aux conditions climatiques lors de la dévalaison qu'aux caractéristiques des migrants.

SUMMARY. – Stomach contents sampled on Atlantic Salmon smolts (*Salmo salar* L.) during downstream migration on River Elle from 1971 to 1973 are analysed. The diet is constitued mainly with endogenous origin invertebrates belonging to three orders : the juvenile migrant eat much more Trichoptera, Diptera larvae and adults and less Ephemeroptera larvae. The diet variations must be correlated rather with climatic conditions during the downstream migration than with the migrants characteristics.

INTRODUCTION

Cette étude complète celles réalisées sur les caractéristiques et l'activité de dévalaison des smolts de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) sur la rivière Ellé de 1971 à 1973 (Baglinière, 1976 a et b).

Le problème de l'alimentation du saumon parr a déjà été abordé (Power et Shooner, 1966 ; Lillehammer, 1973 a) le plus souvent en comparaison avec celui de la truite (Frost, 1950 ; Egglishaw, 1967 ; Lillehammer, 1973 b ; Pedley et Jones, 1978). Par contre peu d'études ont été réalisées sur l'alimentation du smolt lors de sa migration vers la mer (Mills, 1964 ; Osterdahl, 1967 ; Mitans, 1970).

Le présent article a pour but de préciser la composition et la variation annuelles du régime alimentaire des smolts en essayant de les relier à leurs caractéristiques et à leur activité de descente.

(1) I.N.R.A., Laboratoire d'Ecologie hydrobiologique. E.N.S.A., 65, rue de Saint-Brieuc - 35042 RENNES CEDEX

LIEUX ET TECHNIQUES D'ETUDE

Le bassin de l'Ellé ainsi que les techniques de captures des smolts ont déjà été présentés (Baglinière, 1976 a).

Durant les trois périodes de descente étudiées, un certain nombre de contenus stomacaux de smolts ont été prélevés et préservés dans du formol à 4 pour mille. Les tailles (longueur totale) et les âges de ces poissons sont connus. En 1972 et 1973, l'analyse d'un rythme horaire de dévalaison a permis d'effectuer des prélèvements de jour et de nuit. Les prélèvements ont été réalisés au hasard. Le nombre total, la répartition annuelle et la durée de la période des prélèvements sont donnés dans le tableau 1.

Seul le contenu stomacal est analysé. La détermination des proies ingérées est limitée au niveau de la famille à l'exception des adultes de Trichoptères et des larves d'Ephéméroptères où elle est spécifique.

RESULTATS

Régime alimentaire des smolts

Sur les 148 estomacs prélevés 29,7 % sont vides. Le nombre de proies par estomac varie de 1 à 213 pour une moyenne de 25,6.

La quasi-totalité des proies ingérées (99,3 %) est d'origine endogène et est constituée par les stades larvaires, nymphaux et adultes de trois ordres.

– les Trichoptères, les plus abondants, sont présents dans 80,8 % des estomacs avec une majorité d'individus de la famille des Brachycentridae. Les six autres familles sont faiblement représentées (tabl. 2).

– les Diptères sont présents dans 72,1 % des estomacs avec deux familles : les Chironomidae plus nombreux principalement sous forme nymphale et les Simuliidae en majorité sous forme larvaire (tabl. 2).

– les Ephéméroptères, les moins nombreux, sont représentés dans 54,8 % des estomacs presque exclusivement par la famille des Baetidae avec l'espèce *Baetis rhodani* Pictet (tabl. 2).

Variation annuelle du régime alimentaire des smolts

Répartition du type et du nombre de proies

Le nombre d'estomacs vides est environ deux fois plus important en 1973 que les deux autres années (tabl. 1). Les nombres extrêmes de proies restent les mêmes alors que le nombre moyen varie fortement, la valeur la plus élevée étant observée en 1972 (tabl. 2).

L'alimentation d'origine endogène est presque exclusive (98,9 % à 99,5 % - tabl. 2).

Les Trichoptères sont dominants dans le bol alimentaire sauf en 1973 (tabl. 2) et apparaissent en grande majorité dans les estomacs (tabl. 3). La famille des Brachy-

centridae est la plus abondante sauf en 1972 où les six autres familles sont mieux représentées (tabl. 2). En 1973 les adultes de Brachycentridae (*Brachycentrus subnubilus* Curtis) constituent plus de la moitié des Trichoptères ingérés (tabl. 2).

Tabl. 1. – Caractéristiques des échantillons de contenus stomacaux prélevés sur les smolts de saumon atlantique lors de leur dévalaison sur l'Ellé de 1971 à 1973.

	nombre total				nombre nuit - jour						nombre par classe d'âge									
					nuit			jour			1+					2+				
année	N Durée des prélèvements	pourcentage/ population mesurée	vides n	vides %	N_1	vides n_1	vides %	N_2	vides n_2	vides %	N_1	nuit	jour	vides n_1	vides %	N_2	nuit	jour	vides n_2	vides %
1971	53 19-23/04	4,1	12	22,6	0	-		53	13	24,5	47	0	47	10	21,2	6	0	6	2	33,3
1972	37 27/03-30/04	2,5	8	21,6	26	2	7,7	11	6	54,5	28	22	6	3	10,7	9	4	5	5	55,5
1973	58 29/03-30/04	0,92	24	41,4	26	8	30,7	32	16	50	32	18	14	14	43,7	26	8	18	10	38,5
Total	148	1,6	44	29,7	52	10	19,2	96	35	36,4	107	40	67	27	25,2	41	12	29	17	41,5

Les Diptères restent importants dans les estomacs tant en nombre (surtout en 1972 - tabl. 2) qu'en fréquence (tabl. 3). Au cours des trois ans les deux principales familles varient fortement, les Simuliidae diminuant au profit des Chironomidae (tabl. 2). Chez les premières les larves et les nymphes sont plus nombreuses que les adultes, particulièrement en 1972. Chez les Chironomidae la quasi-totalité sont des larves en 1972 et des nymphes en 1973 (tabl. 2). Les larves d'Empididae apparaissent en 1972 et 1973, les adultes de Ceratopogonidae en 1972 (tabl. 2).

Les Ephéméroptères sont en faible nombre sauf en 1972 (tabl. 2) et leur présence diminue dans les estomacs au cours des trois ans (tabl. 3). La famille des Baetidae reste dominante tout en diminuant légèrement avec l'apparition des Ephemerellidae en 1972 et également de celle des Heptageniidae en 1973 (tabl. 2).

Relation avec les caractéristiques et l'activité de dévalaison des smolts

âge des smolts

Lors de leur dévalaison, les smolts sont âgés de 1+ et 2+ ans avec des tailles moyennes variant de 157 à 165 mm et de 191 à 200 mm (Baglinière, 1976 a). Il faut noter qu'en dehors de 1973, les captures de poissons 1+ an sont les plus abondantes et que le pourcentage d'estomacs vides est plus élevé chez ceux de 2+ ans (tabl. 1).

Les poissons de 1+ an mangent généralement plus de larves de Trichoptères (1971 et 1972) que ceux de 2+ ans (tabl. 4). Les larves ou les nymphes de Diptères et d'Ephéméroptères sont toujours plus nombreuses dans les estomacs des smolts de 1+ an (tabl. 4). Ces derniers ne consomment des stades adultes d'organismes aquatiques qu'en 1971 (Diptères) et les smolts de 2+ ans qu'en 1973 (Trichoptères - tabl. 4).

Tabl. 2. – Répartitions des proies (nombre et pourcentage) trouvées dans l'estomac des smolts de Saumon atlantique capturés lors de la dévalaison sur l'Ellé en 1971, 1972 et 1973.
N.B. Le pourcentage pour les Trichoptères, Diptères, Ephéméroptères et autres est exprimé par rapport au nombre total d'organismes aquatiques (2). Pour les familles des organismes aquatiques, le pourcentage est exprimé par rapport au nombre total d'organismes recensés dans chaque ordre (1).

	1971			1972			1973			1974		
	N	%(1)	%(2)	N	%(1)	%(2)	N	%(1)	%(2)	N	%(1)	%(2)
ORGANISMES D'ORIGINE AQUATIQUE	754			1097			797			2648		
Trichoptères	360	47,7		578	52,7		349	43,8		1287	48,6	
Brachycentridae:												
- larves			96,9			65,5			42,1			68
- adultes *(Brachycentrus subnubilus)*			0,3			0,2			51,9			14,2
Hydrophilidae			0			10			0,3			4,6
Psychomiidae			0			8,6			1,1			4,2
Leptoceridae			0			7,3			0,8			3,5
Lepidostomatidae			0,5			6,2			1,7			3,4
Hydropsychidae			1,7			1,9			0,3			1,5
Rhyacophilidae			0,5			0,2			1,4			0,6
Diptères	318	42,1		242	22		402	50,4		962	36,3	
Simuliidae larves et nymphes			60			55			1,2			34,2
adultes			33			4			0,5			13,2
Chironomidae larves			1,2			36,8			4,4			11,5
nymphes			4,7			0			91,3			39,7
adultes			0,9			0,8			2,2			1,4
Empididae larves			0			2,9			0,2			0,8
Ceratopogonidae adultes			0			0,4			0			0,1
Ephéméroptères	75	10		267	24,3		39	4,9		381	14,4	
Baetidae *(Baetis rhodani)*			100			92,9			89,7			94
Ephemerellidae *(Ephemerella ignita)*			0			7,1			5,1			5,5
Heptageniidae *(Heptagenia sp.)*			0			0			5,1			0,5
AUTRES ORGANISMES	1	0,2		10	0,9		7	0,9		18	0,7	
Plécoptères larves *(Leuctra sp., Protonemura sp.)*	0			0			3			3		
adultes	0			0			2			2		
Hémiptères *(Aphelocheirus sp.)*	0			1			0			1		
Coléoptères Gyrinidés	0			5			0			5		
Elminthidés	0			1			1			2		
Mégaloptères *(Sialis lutaria)*	1			0			0			0		
Odonates	0			1			0			1		
Isopodes *(Asellus aquaticus)*	0			0			1			1		
Hydracariens	0			2			0			2		
ORGANISMES TERRESTRES	8			5			5			18		
Arachnides	1			0			0			1		
Coléoptères	4			0			1			5		
Oligochètes	3			0			0			3		
Diptères	0			1			3			4		
Hyménoptères	0			1			0			1		
Isopodes	0			1			0			1		
Hémiptères	0			1			1			2		
Lépidoptères	0			1			0			1		
NOMBRE TOTAL D'ORGANISMES		762			1102			802			2666	
NOMBRES EXTREMES		1-198			1-213			1-213			1-213	
NOMBRE MOYEN PAR ESTOMAC		18,9			38,3			23,3			26,6	

Tabl. 3. – Fréquence d'apparition (pour cent) des Trichoptères, Diptères et Ephéméroptères dans les estomacs de smolts de Saumon atlantique capturés sur l'Ellé lors de leur dévalaison en 1971, 1972 et 1973.

	Fréquence d'apparition			
	1971	1972	1973	Total
Trichoptères (larves et adultes)	82,5	86,2	76,5	80,8
Diptères (larves et adultes)	70	72,4	76,5	72,1
Ephéméroptères (larves)	67,5	51,7	44,1	54,8

Tabl. 4. – Comparaison du nombre moyen de proies trouvées dans l'estomac des deux classes d'âge de smolts de saumons (1+ et 2+) lors de leur dévalaison sur l'Ellé en 1971, 1972 et 1973.

		1971		1972		1973	
		1+	2+	1+	2+	1+	2+
Taille moyenne (mm)		157	190	154	200	165	197
Nombre moyen de proies	Trichoptères	4,7	1,75	19,1	14,2	3,8	6,5
	Diptères	6,4	1,75	9,1	0,75	13,1	8,9
	Ephéméroptères	2,8	0,75	10,6	0,75	1,4	0,75
	Autres organismes aquatiques	0,24	0,25	0,4	0,25	0,17	0,12
	Organismes aériens d'origine aquatique (adultes)	3,7	0	0,6	0	0,44	11
	Organismes terrestres	0,1	0	0,16	0,25	0,22	0,12

début et fin de dévalaison, nycthémère

En 1972 et 1973 les prélèvements sont répartis en deux périodes pour tenir compte de l'homogénéité des échantillons et des conditions météorologiques (tabl. 5). Pour chacune des dévalaisons, le nombre moyen d'organismes aquatiques ingérés est plus élevé lors de la deuxième période quelles que soient les conditions météorologiques présentes. Ce phénomène est plus net en 1972 (tabl. 5). Cependant au cours de la première période de 1973, une large part de l'alimentation est constituée par les stades aériens d'organismes aquatiques (Trichoptères - tabl. 5).

Tabl. 5. – Incidence des conditions microclimatiques sur le nombre moyen de proies capturées par les smolts de saumon lors de leur dévalaison sur l'Ellé en 1972 et 1973).

		1972		1973	
		27/03 - 5/04	14/04 - 30/04	29/03 - 19/04	25/04 - 30/04
Conditions météorologiques		Pluie - temps couvert	Temps assez ensoleillé	Temps ensoleillé	Temps plus couvert et pluie
Température °C	moyenne	11,8	10,2	9,2	11
	extrême	11,5-12	9,1-11,5	7,1-11,3	8,7-12,7
Trichoptères		15,6	20,8	3,1	6,4
Diptères	nymphe de Chironomide	0	0	7,9	12,5
	autres	3,1	11,3	2	0,4
Ephéméroptères		0,3	16,1	1	1
Autres organismes aquatiques		0,16	0,53	0	0,2
Organismes aériens d'origine aquatique (adultes)		0,08	0,8	12,8	0,35
Organismes terrestres		0,25	0,06	0,07	0,25

Même si les prélèvements réalisés de jour et de nuit ne sont pas homogènes, la proportion d'estomacs vides reste toujours plus importante chez les migrants diurnes (tabl. 1). La principale différence dans l'alimentation nycthémérale est d'ordre quantitatif. Ainsi, en exceptant un individu en 1972 (pris de jour à 15 h 30 avec dans l'estomac le plus grand nombre de proies observé cette année-là) le nombre moyen de proies par smolt dévalant de jour est trois fois plus faible que celui d'un smolt dévalant de nuit (10 contre 31,2 pour les deux ans).

DISCUSSION

Le spectre alimentaire des smolts de saumon atlantique dévalant sur l'Ellé diffère sensiblement de celui observé dans d'autres régions. Au nord de la mer Baltique (rivière Ricklean), Södergren et Osterdahl (1965) constatent que les smolts (juin) se nourrissent principalement aux dépens de larves d'Ephéméroptères (*Baetis* sp.), de Plécoptères et de Trichoptères (Rhyacophilidae, Hydropsychidae). Dans les rivières du sud de la mer Baltique, les smolts (juin) consomment principalement des gammares et des larves de Trichoptères (Hydropsychidae) (Mitans, 1970). Dans la rivière Bran (Ecosse), les proies ingérées par les migrants (avril-mai) sont essentiellement des larves d'Ephéméroptères, Plécoptères et Diptères (Chironomidae) (Mills, 1964). Ce régime alimentaire est aussi observé chez les smolts de Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) et de Chum (*O. keta*) (Loftus et Lenon, 1977).

Ces différents régimes alimentaires montrent que les smolts se nourrissent sur la faune disponible de leur rivière durant une période de dévalaison d'autant plus tardive que la latitude augmente (Baglinière, 1976 a).

La proportion d'estomacs vides varie selon les cas. Très faible pour Södergren et Osterdahl (1965), elle atteint près de 40 % pour Mitans (1970) avec des intestins toujours remplis signifiant l'absence de jeûne prolongé. Il doit en être de même pour les poissons de l'Ellé puisqu'aucun intestin n'est vide. Par contre Loftus et

Lenon (1977) n'observent que des estomacs pleins souvent distendus chez les smolts de Chinook et de Chum.

Au vu des résultats, le régime alimentaire des smolts présente des variations annuelles qualitatives et quantitatives. Plusieurs facteurs peuvent intervenir, mais il est difficile de dégager leur rôle respectif en raison des biais de l'échantillonnage ; bien que les prélèvements restent relativement représentatifs des populations migrantes dont les caractéristiques et l'activité de dévalaison ont varié au cours des trois années (Baglinière, 1976 a et b).

De 1971 à 1973 le nombre de smolts 2^+ dans la population migrante a augmenté. Il n'apparaît pas de grande différence dans le régime alimentaire des deux classes d'âges (faible écart entre les longueurs moyennes) comme cela existe chez la truite fario (*Salmo trutta*) (Neveu et Thibault, 1977). De même Mitans (1970) ne trouve aucune différence dans la nourriture des smolts 1^+ (l = 105 mm) et de 2^+ (l = 130 mm) en raison du faible écart entre les longueurs. Mais malgré tout sur l'Ellé, l'importance des larves d'Ephéméroptères et de Diptères en 1971 et 1972 peut être partiellement corrélée aux effectifs élevés de 1^+ dans la population migrante (85 et 60 % : Baglinière, 1976 a). Si l'importance des larves de Diptères (Chironomidae) dans le régime alimentaire des smolts de Chinook (l = 73 mm) et de Chum (l = 40 mm) (Loftus et Lenon, 1977) est due à leur petite taille, la proportion élevée de Trichoptères dans l'estomac des smolts de l'Ellé par rapport à celle observée sur d'autres rivières (Mills, 1964 ; Södergren et Osterdahl, 1965 ; Mitans, 1970) peut s'expliquer par leur forte croissance (Baglinière, 1976 a).

La période de prélèvement influence également le nombre et le type de proies ingérées car l'activité de dévalaison dépend des variations de la température et du débit de la rivière (Baglinière, 1976 b). Durant les quatre jours où la migration a été étudiée en 1971, le temps ensoleillé et les valeurs plus élevées de la température de l'eau (moyenne 12,5° C) peuvent expliquer une alimentation non négligeable aux dépens des adultes de Simuliidae. De même en 1972 une température de l'eau plus élevée associée à des variations du débit ont pu augmenter la disponibilité alimentaire, entraînant un nombre moyen de proies plus important par estomac.

Ainsi Loftus et Lenon (1977) considèrent que l'absence d'estomac vide chez les smolts de Chinook et de Chum est due à une plus grande abondance du drift en période de hautes eaux printanières. Par contre Neveu (1974) montre qu'au cours de certaines crues la dérive est en partie inhibée. Toujours est-il que l'augmentation de débit dilue la dérive existante. En 1973 la proportion importante d'adultes de Trichoptères et de nymphes de Chironomidae dans les estomacs semble marquer une migration plus en surface. Cette année-là la migration étant à la fois longue et discontinue, les smolts ont pu s'arrêter plus souvent dans les zones calmes en amont des barrages et se nourrir davantage aux dépens d'une faune de surface : ceci est également observé par Mills (1964). Comme le suggère Mitans (1970), l'activité de dévalaison se surimpose à l'activité alimentaire en réduisant son intensité ; c'est pourquoi le nombre moyen de proies ingérées par le smolt apparaît très inférieur à celui du parr (Frost, 1950 ; Egglishaw, 1967). Mais au cours de la migration, l'alimentation reste dépendante de la faune disponible et il faut tenir compte du rythme de dévalaison différent suivant les classes d'âges, les plus jeunes poissons dévalant en dernier (Baglinière, 1976 b).

CONCLUSION

Ces résultats apportent quelques éléments sur l'alimentation du juvénile de saumon au cours de sa migration vers la mer. Il se nourrit principalement de proies d'origine endogène appartenant à trois ordres : les Trichoptères, les Diptères et les Ephéméroptères. Les variations de son régime alimentaire doivent être rattachées plus aux conditions générales de dévalaison qu'aux caractéristiques des migrants. Cependant cette étude reste limitée en raison de l'échantillonnage réduit. Ce dernier devrait être plus important avec une fréquence de prélèvements fonction de l'âge, de la taille, du sexe, des facteurs du milieu, etc... Ce travail devrait être aussi associé à l'analyse de la faune disponible (benthos, dérive). Cependant un tel programme nécessiterait, comme le suggère Osterdahl (1967), un échantillon minimal de poissons par 24 heures. Ceci risque d'interférer fortement sur les taux de retour et de recapture des saumons adultes, surtout pour les petits bassins.

Remerciements

Je remercie les Dr Neveu et Thibault pour la détermination des proies ingérées, pour leurs remarques et les corrections apportées à ce manuscrit.

REFERENCES

BAGLINIERE, J.L., 1976 a. – Les populations de Saumon atlantique (*Salmo salar* L. 1766) en Bretagne - Basse-Normandie. I – Caractéristiques des smolts de la rivière Ellé. *Ann. Hydrobiol., 7 : 141 - 158.*

– 1976 b. – Les populations de Saumon atlantique (*Salmo salar* L. 1766) en Bretagne - Basse-Normandie. 2 – Activité des smolts de la rivière Ellé. *Ann. Hydrobiol.*, 7 : 159 - 177.

FROST, W.E., 1950. – The growth and food of young salmon (*Salmo salar*) and trout (*S. trutta*) in the river Forss, Caithness. *J. Anim. Ecol.*, 19 : 147 - 158.

EGGLISHAW, H.J., 1967. – The food, growth and population structure of salmon and trout in two streams in the scottish Higlands. *Freshwat. Salmon Fish. Res.*, 38, 32 pp.

LILLEHAMMER, A., 1973 a. – An investigation of the food of one to four month old salmon fry (*Salmo salar* L.) in the river Suldalslägen, West Norway. *Norw. J. Zool.*, 21 : 17 - 24.

– 1973 b. – Notes on the feeding relationships of trout (*Salmo trutta* L.) and salmon in the river Suldalslägen, West Norway. *Norw. J. Zool.*, 24 : 25 - 28.

LOFTUS, W.F. et LENON, H.L., 1977. – Food habits of the salmon smolts *Oncorhynchus tshawytscha* and *O. keta* from the Salcha river, Alaska. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 106 : 235 - 240.

MILLS, D.H., 1964. – The ecology of the young stages of the atlantic salmon in the river Bran, Ross-shire. *Freshwat. Salmon Fish. Res.*, 32 : 58 pp.

MITANS, A.R., 1970. – The feeding of baltic salmon smolts in the river and in the sea. *J. Ichthyol.*, 10 : 89 - 95.

NEVEU, A., 1974. – La dérive des stades aquatiques de quelques familles de diptères torrenticoles. *Ann. Hydrobiol.*, 5 : 15 - 42.

NEVEU, A., THIBAULT, M., 1977. – Comportement alimentaire d'une population sauvage de truites fario (*Salmo trutta* L.) dans un ruisseau des Pyrénées atlantiques, le Lissuraga. *Ann. Hydrobiol.*, 8 : 111 - 128.

OSTERDAHL, L., 1967. – Sex and age of migrating smolts in the river Ricklean. *I C E S Anadromous and Catadromous Fish Committee* CM 1967/M : 16, 5 pp.

PEDLEY, R.B., JONES, J.W., 1978. – The comparative feeding behaviour of brown Trout, *Salmo trutta* L., and atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Llyn Dwythuch, Wales. *J. Fish. Biol.*, 12 : 239 - 256.

POWER, G., SHOONER, G., 1966. – Juvenile salmon in the estuary and lower Nabisipi river and some results of tagging. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 23 : 947 - 961.

SŐDERGREN, S., OSTERDAHL, L., 1965. – Laxun garnas föda under utvandrungen (Stomach contents of migrating salmon smolts (*S. salar* L.)) in the river Ricklean. *Swed. Salmon Res. Inst.* Report. LFI-MEDD 5/1965, 7 pp.